Beiträge zur Kenntnis der Leptomedusen.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der hohen philosophischen Fakultät
(Sektion II)

der Königl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

J. Apstein
aus Kiew (Rußland).

München 1913.

Beiträge zur Kenntnis der Leptomedusen.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der hohen philosophischen Fakultät
(Sektion II)

der Königl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

I. Apstein
aus Kiew (Rußland).

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

München 1913.

Abdruck
aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 36. Abt. f. Anatomie. 1913.
Herausgegeben von Prof. Dr. J. W. Spengel in Gießen.
Verlag von Gustav Fischer, Jena.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Inhalt.

Seite

Einleitung 2
Material und Technik 3
I. *Octorchis gegenbauri* 4
1. Teil. Die Lage der Eizellen 6
a) Die Gonade des Magenstiels 6
aa) Die Form der Gonade 6
bb) Das Ectoderm 7
cc) Das Entoderm 9
dd) Literatur 15
b) Die Gonade der Subumbrella 16
2. Teil. Die Entstehung der Eizellen 18
a) Vorbemerkung 18
b) Zeitliche und morphologische Unterschiede in der Entwicklung der Meduse 19
c) Die Bildung des Magenstiels 21
d) Die Entstehung der Gonaden 24
Zusammenstellung der Ergebnisse für *Octorchis* 31
II. *Eutimium elephas* 32
III. *Saphenia sp.* 33
IV. *Helgicirrha schultzii* 33

Seite
V. *Eutimeta levuca* 33
VI. *Eutonina socialis* 33
VII. *Laodice fijiana* 34
VIII. *Mitrocoma annae* 34
IX. *Euchilota maculata* 34
X. XI, XII. *Obelia, Phialidium, Phialucium sp.* 34
XIII. *Octocanna funeraria* 34

Einleitung.

Über die Geschlechtsorgane der Medusen liegen noch sehr wenig Spezialuntersuchungen vor. Was wir bis jetzt darüber wissen, stammt aus Arbeiten, die sich mit der Organisation der Medusen im allgemeinen befassen. Und auch dann handelt es sich, was die Frage der Morphologie der Geschlechtsorgane anlangt, meist um Resultate, die aus dem Studium einiger weniger Formen gewonnen und dann für allgemeingültig gehalten wurden. Bei ihren klassischen Untersuchungen über die Organisation der Medusen im Jahre 1878 gelangen die Gebrüder Hertwig in bezug auf die Entstehung und die Lage der Geschlechtszellen zu dem Resultat, daß diese bei allen Craspedoten im Ectoderm und bei Acraspeden im Entoderm entstehen. In neuerer Zeit hat sich die Frage etwas verschoben. Man nimmt an, daß die Keimzellen neutrales Material sind und daher sowohl im Ectoderm wie im Entoderm sich lagern und zu ihrer Differenzierung gelangen können (s. Maas, 1907, p. 208). Die neuere Medusen-Literatur besteht hauptsächlich aus systematischen Arbeiten, in denen die Gonaden nur gelegentlich beschrieben wurden, und zwar sind hier in erster Linie die Bearbeitungen des großen Expeditionsmaterials der letzten Jahre zu erwähnen: Bigelow, Browne, Hartlaub, Maas, Vanhöffen u. a.

Schon diese extensiven Bearbeitungen haben gezeigt, daß die Verschiedenheiten der Gonaden auch unter Craspedoten selbst größer sind, als bisher angenommen wurde, und daß es nötig ist, weitere mehr intensive Untersuchungen anzustellen. Es schien daher sehr angebracht, die Gonaden in einer begrenzten Gruppe, hier aber bei möglichst vielen Arten zu studieren. Ich habe die Untersuchungen auf Anregung von Herrn Prof. O. Maas im Zoologischen Institut München im Jahre 1911 begonnen.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. O. Maas an dieser Stelle meinen innigsten Dank für seine Ratschläge und ständige Unterstützung zu sagen.

Zu besonderem Danke bin ich Herrn Geheimrat R. v. Hertwig verpflichtet für das große meiner Arbeit entgegengebrachte Interesse.

Material und Technik.

Das Material wurde teils von mir selbst gesammelt, teils stammt es aus Expeditionsmaterial, das mir von Herrn Prof. O. Maas gütigst zur Verfügung gestellt wurde. Außerdem habe ich von verschiedenen zoologischen Stationen und aus anderen Quellen Material erhalten.

Ich spreche allen Herren, die mir durch Überweisung oder sonstige Vermittlung desselben behilflich waren, meinen besten Dank aus, so Prof. C. Hartlaub (Helgoland), Prof. S. Sernoff (Sewastopol), Dr. Gast (Neapel), Dr. Spitschakoff (Villefranche), Herrn H. W. Frickhinger (Freiburg).

Über Fixierungs- und Färbungsverfahren möchte ich in meiner nächsten Arbeit ausführliche Angaben geben; hier sei nur kurz erwähnt, daß man für diese Zwecke die Formolfixierung möglichst vermeiden soll, da sie für die feineren histologischen Verhältnisse schlechte Resultate liefert und daher zu irrtümlichen Annahmen führen kann bei der Stützlamelle und für die Form der Eizelle. Es ist zu empfehlen, für das Material, welches gleichzeitig für systematische und histologische Zwecke dienen soll, die von Hartlaub angegebene Methode (1907, Formol-Chromessigsäure) anzuwenden. Zu rein histologischen Zwecken sind natürlich Flemming'sche und Hermann'sche Flüssigkeiten oder aber auch 2 %iger Sublimat-Eisessig vorzuziehen. Die Stützlamelle färbt sich besonders gut mit Mallory, Safranin-Lichtgrün. Die Objekte wurden durch Chloroform vorsichtig ins Paraffin übergeführt.

Da eine umfassende Bearbeitung möglichst vieler Arten mehrere Jahre in Anspruch nimmt und noch weiteres Material erfordert, dessen Beschaffung sehr von der Jahreszeit und sonstigen anderen Umständen abhängig ist, so werde ich die gewonnenen Resultate in einzelnen Abschnitten veröffentlichen. Die vorliegende Arbeit bringt zunächst die ausführliche Beschreibung der Befunde bei *Octorchis* und daran anschließend eine vorläufige Mitteilung über 12 andere Leptomedusen sowie endlich einige allgemeine Schlüsse, die sich aus Vergleichen des gesamten bisher untersuchten Materials ergeben.

I. *Octorchis gegenbauri* Haeckel.

Die Meduse gehört zu den Eucopiden und wird von mehreren Forschern verschieden benannt. Zweckmäßig scheint es mir daher, kurz auf die systematische Stellung unserer Meduse einzugehen.

Zuerst wurde sie von Haeckel (1864) bei Nizza entdeckt und als *Octorchis gegenbauri* bezeichnet, während die von Schulze (1872) bei Helgoland gefundene *Tima sp.* später von Haeckel (1879) als *Octochandra germanica* beschrieben und abgebildet wurde (tab. 13 fig. 3). Im Jahre 1876 fand Claus im Adriatischen Meer *Liriopsis campanulata*, 5 Jahre später entdeckte er den Polypen *Campanopsis*, welchen er aus dem Ei der gleichen, aber diesmal als *Octorchis gegenbauri* bezeichneten Meduse aufzog. Metschnikoff (1886) konnte durch seine Beobachtungen in der Folge Claus' Ergebnisse bestätigen. Haeckel (1879) stellt in seinem „System der Medusen" 3 Gattungen (*Octorchis*, *Octorchandra*, *Octorchidium*) mit 9 Arten auf, deren Hauptunterscheidungsmerkmal die Zahl der Tentakel ist. So gibt er für „*Octorchandra*" 12—16, für „*Octorchis*" 8 Tentakel an. Hartlaub (1896) glaubt, daß es keinem Zweifel unterliege, daß die helgoländische Meduse in ihrer Tentakelzahl variiert, da es häufig große, völlig geschlechtsreife Exemplare gibt, die nur 8 Tentakel haben. Trotzdem bezeichnet er die Meduse als *Octorchandra germanica*. Browne (1896 u. 1905) findet zweimal an der britischen Küste, also wieder im Norden, unsere Meduse und bezeichnet sie wegen der Achtzahl ihrer Tentakel als *Octorchis gegenbauri*.

Maas (1905) hat erkannt, daß es sich bei den 3 Haeckel'schen Gattungen nur um ein und dieselbe Form handelt, die er gern zu der Gattung *Eutima* stellen möchte, während Bigelow (1909) alle 3 unter dem Namen *Octorchis* zusammenfaßt. A. G. Mayer (1910) bezeichnet in seinem neuen System der Medusen unsere Meduse als *Eutima campanulata*. Auch er will die Haeckel'schen Gattungen *Eutima*, *Eutimeta*, *Eutimalphes*, *Octorchis* in der einen Gattung *Eutima* vereinigen. Dies gründet sich auf eine Vermutung, welche schon früher Maas (1905, s. auch Bigelow, 1909) ausgesprochen hatte, daß vielleicht die räumlichen Unterschiede in der Lage der Gonaden bei einigen von diesen Medusen nur zeitlich sind.

Unter anderen hat Mayer (1910) die beiden von mir untersuchten Medusen, *Octorchis gegenbauri* und *Eutimium elephas* Haeckel, in eine Gattung zusammengefaßt. Auf Grund meiner Beobachtungen über den Bau der Gonaden wird sich zeigen, daß zwar manche der Haeckel'schen Gattungen und Arten zusammengezogen werden können, daß es aber fraglich ist, ob diese Annahme einer so weitgehenden Vereinigung aufrechterhalten werden kann.

Die Meduse, welche ich untersuchte, stammt aus Helgoland. Die Angabe Hartlaub's, daß die Tentakelzahl der Meduse variiert, kann ich durchaus bestätigen. Die Zahl der Tentakel steht mit der Größe

und mit dem Reifezustand in keiner Beziehung, wie sich aus der folgenden Tabelle ohne weiteres ersehen läßt.

Schirmbreite in mm	Zahl der Tentakel
3	4
5	11
10	8
10	12
10	21
11	10
12	13
13	20
14	16

Die mediterrane Meduse dagegen scheint stets, wenigstens bei reifen Exemplaren, nur 8 Tentakel zu besitzen, was aber die Möglichkeit nicht ausschließt, daß die Tentakelzahl späterhin größer wird. Jedenfalls scheint es mir nicht berechtigt, der Tentakelzahl wegen diese Meduse als eine neue Art anzusehen. Daher stimme ich mit Maas (1905) und Bigelow (1909) darin überein, daß *Octorchandra* und *Octorchis* eine Gattung sind, und nenne unsere Meduse *Octorchis gegenbauri*, wie sie Haeckel zum erstenmal genannt hat.

Ich habe die Meduse Ende September in Helgoland in großen Mengen mit den verschiedensten Fixierungsmethoden behandelt, von denen die besten Resultate Sublimatessig (2 %) und Hermann'sche Flüssigkeit lieferten.

Um jedes Mißverständnis zu vermeiden, möchte ich einige Bezeichnungen der verschiedenen Teile der Meduse erörtern.

Octorchis hat 8 Gonaden, 4 an der Unterseite des Schirms und 4 in der Mitte des Magenstiels, so daß auf jeden Radialkanal 2 Gonaden kommen. Die ersteren werde ich, der Kürze wegen, immer obere, die letzteren untere Gonaden nennen. In jeder Gonade unterscheide ich einen proximalen, einen mittleren und einen distalen Teil. Schließlich benenne ich, was die Querschnitte anbelangt, den Teil, mit dem die Gonade an der Gallerte angrenzt, als exumbrellaren, den gegenüberliegenden als subumbrellaren Teil und die seitlichen Teile als solche.

Ich bespreche zuerst die Untersuchungen der unteren und dann der oberen Gonaden.

I. Teil. **Die Lage der Eizellen.**

a) Die Gonade des Magenstiels.

Bei den jungen Medusen liegt die untere Gonade dicht neben dem Manubrium, bei der erwachsenen Meduse liegt sie ungefähr in der Mitte des Magenstiels. Doch hat dieses verschiedene Lagerungsverhältnis auf die innere Entwicklung wohl keinen Einfluß, worauf wir in einem späteren Abschnitt noch näher zu sprechen kommen werden.

aa) Die Form der Gonade.

Wenn die Gonade neben dem Manubrium liegt, so kann von einer bestimmten Form der Gonade noch keine Rede sein. Sobald aber die Gonade beim Wachstum der Meduse soweit vom Manubrium entfernt liegt, daß ein Zwischenraum vorhanden ist, läßt sich schon eine typische Form erkennen. Die Gonade ist ein langgestrecktes wulstartiges Gebilde, welches an beiden Enden spitz zuläuft. Dies tritt besonders deutlich bei weit entwickelten Gonaden hervor. Auf einem Längsschnitt (Fig. 1) durch eine Gonade sehen wir, daß die größten Eizellen stets in der Mitte liegen, während nach dem Ende zu die Eier immer kleiner werden. Die bedeutenden Unterschiede zwischen den Entwicklungsstufen des mittleren Teiles einer Seite und dem distalen und proximalen Teile einer Gonade der anderen Seite sind noch besser aus dem Querschnitte zu ersehen. Fig. 2 zeigt einen Querschnitt durch den Magenstiel, an dem ich in einem Kanal die erste Spur einer differenzierten Eizelle wahrnehmen konnte. Diese Stelle ist als Anfang der Gonade zu betrachten. Wenn wir die Schnittserie durch die Gonade weiter verfolgen, sehen wir, daß die Zahl und die Größe der Eizellen immer zunimmt. Fig. 3 stellt einen Querschnitt durch die Stelle dar, wo ungefähr die größten Eier einer solchen Gonade liegen. Bei der Vergleichung der Kanäle der beiden Querschnitte, welche, wie auch der nächste, bei ein und derselben Vergrößerung gezeichnet wurden, tritt der Unterschied zwischen proximalen und mittleren Teilen der Gonade deutlich hervor. (In beiden Figuren ist das Ectoderm nur als Linie gezeichnet, entsprechend dem Bild bei 80facher Vergrößerung.) Auf den nächsten Schnitten sehen wir, wie die Gonade ziemlich gleich bleibt, später aber die Zahl und die Größe der Eizellen, parallel der immer größer werdenden Ausdehnung des Kanals, ab-

nimmt. In Fig. 4 haben wir die Stelle, wo ich die letzte Eizelle dieser Gonade gefunden habe.

Auf Grund dieser Querschnittbilder glaube ich, kann man eine richtige Vorstellung darüber gewinnen, was für eine Form die Gonade hat. Dies ist für Medusen von den verschiedensten Altern gültig, sobald, wie gesagt, die Gonade sich von dem Manubrium entfernt hat. Auch die größten der von mir untersuchten Medusen, welche zweifellos fast völlig ausgewachsen waren, haben an beiden Enden der unteren Gonade ganz junge Eizellen.

Die Gonade des Magenstiels nimmt bei normal entwickelten Medusen ungefähr ein Drittel des ganzen Magenstiels ein.

bb) Das Ectoderm.

Das äußere Blatt der Gonade ist stets sehr schwach entwickelt und außerordentlich leicht zu übersehen. Dort, wo die Gonade weit entwickelt ist, kann man das Ectoderm nur bei sehr starker Vergrößerung und dazu noch nur bei gut fixiertem Material feststellen. Dort aber, wo die Gonade noch sehr wenig entwickelt ist, tritt das Ectoderm deutlich hervor. In beiden Fällen fällt sofort ins Auge, daß an einer Stelle und namentlich in dem subumbrellaren Teil der Gonade das äußere Epithel etwas stärker als in den übrigen Teilen ist (Fig. 12, 18, 20).

In diesem Teil der Gonade findet man meistens Zellen von verschiedener Größe, unter diesen einige, die durch die Größe des Kernes und durch den stark gefärbten Nucleolus auffallen und als Keimzellen zu betrachten sind. Außerdem finden wir hier andere Zellen, welche schon vollständig differenziert sind.

Die Oogenese bei unserer Meduse habe ich cytologisch nicht untersucht, da es außerhalb des Zweckes dieser Arbeit liegt, und wenn ich trotzdem unten einige Abbildungen der Entwicklungsstadien gebe, so geschieht es nur, um damit zu zeigen, daß es sich hier zweifellos um die Eizellen handelt.

In Querschnitten durch eine junge oder durch das Ende der Gonade einer weit entwickelten Meduse findet man meistens viele Oogonien und junge Oocyten. So haben wir in Fig. 8 einen etwas schräg getroffenen Schnitt, wo gleichzeitig 8 Oocyten, welche sich vermutlich alle auf dem Bukettstadium befinden, getroffen sind. In Fig. 5 ist eine Spindel mit einem außerhalb der Teilungsfigur gelegenen chromatischen Körper abgebildet, von welchem ich zurzeit

nichts Bestimmtes mitzuteilen vermag, in Fig. 7 das Bild eines deutlichen Bukettstadiums.

In der Regel treten die Oocyten der Wachstumsperiode, sobald sie aus der Teilung hervorgegangen sind, in den Verband des Entoderms ein. Nicht selten findet man aber auch im Ectoderm solche Oocyten, welche hier bald zu wachsen beginnen und manchmal bedeutende Größe erreichen (Fig. 6). Einige gehen zugrunde, wie ich es mit Bestimmtheit feststellen konnte. Ob es einigen gelingt, hier die Reife zu erreichen, kann ich nicht sagen, da ich solche Bilder nicht gesehen habe.

Von Wichtigkeit für uns ist nun, daß sich in den Oocyten schon sehr frühzeitig, ich glaube, sobald sie aus der Teilung hervorgegangen sind, eine feine chromatische Granulation um den Kern zeigt (Fig. 6). Es unterliegt keinem Zweifel, daß die chromatischen Körperchen, welche diese Granulation bilden, außerhalb des Kernes dicht der Membran anliegen. Dieses typische Granulationsbild gibt uns die Möglichkeit, die Oocyte ohne jede Mühe und jeden Zweifel stets unter allen anderen Zellen, wie z. B. Nessel- oder Drüsenzellen, sofort zu erkennen.

Ich glaube, daß aus dem bisher Gesagten und den zugehörigen Bildern zur Genüge hervorgeht, daß die jüngsten als Eizellen erkennbaren Elemente im Ectoderm liegen.

Was mir außerdem sehr auffallend erscheint, ist, daß man in den meisten Fällen im Ectoderm jeweils nur ein einzelnes Entwicklungsstadium findet. Wenn sich z. B. auf einem Schnitt ein Bukettstadium findet, so kann man sicher sein, daß im Ectoderm der ganzen Meduse andere Stadien nicht zu beobachten sind. Man trifft entweder nur Spindeln oder Bukettstadien, wie es z. B. Fig. 8 darstellt, oder lauter Oocyten in der Wachstumsperiode.

Daher ist es zu verstehen, daß auch die „Wanderung“ der Eizellen durch die Stützlamelle niemals zu beobachten ist. Trotzdem ich viele hundert Präparate genau durchstudiert habe, blieben alle meine Bemühungen, ein einziges deutliches Bild einer aktiven Durchwanderung zu finden, vollständig erfolglos. Wenn überhaupt von einem Durchtritt gesprochen werden soll, verläuft dieser Vorgang sehr schnell, so daß in einem bestimmten Moment alle Zellen, welche das Ectoderm zu verlassen bereit sind, sich auf einmal jenseits der Stützlamelle finden.

Die jüngsten Oocyten, welche man im Ectoderm findet, sind stets entweder ringförmig oder von ovaler Gestalt, aber keineswegs

amöboid. Es scheint mir, daß die Oocyten schon hier eine Membran besitzen, wie die mit Hermann'scher Flüssigkeit fixierten Tiere zeigen. Sie liegen meistens dicht neben der Stützlamelle, was auch mit den Beobachtungen mehrerer anderer Untersucher von Medusen und Hydroidpolypen übereinstimmt. Die jungen Eizellen findet man im Ectoderm einer normal entwickelten Meduse nicht gleichmäßig verteilt. Während das Entoderm der Gonaden gegen die Mitte zu immer mehr und mehr Eier enthält, ist im Ectoderm gerade das umgekehrte der Fall, nach den Enden hin nimmt die Anzahl der Eier immer zu. So findet man in der Mitte einer schon sehr weit entwickelten Gonade entweder überhaupt keine Zelle, welche man eventuell für eine Keimzelle halten könnte, oder es gelingt nur ausnahmsweise, sie im exumbrellaren Teil der Gonade nachzuweisen, und auch dann nur in verhältnismäßig so kleiner Zahl, daß diesem Umstand kaum eine weitere Bedeutung zugemessen werden darf. Außerdem ist das Ectoderm hier außerordentlich dünn, so daß man es mehr für eine Cuticula als für ein Epithel halten könnte, und daher kann man bei der Betrachtung solcher Präparate zu dem irrtümlichen Schluß veranlaßt werden, daß die Eier stets in der subepithelialen Schicht des Ectoderms liegen. Daraus läßt sich schließen, daß alle Keimzellen, welche früher in diesem Raum des Ectoderms sich vorfanden, in den Verband des Entoderms eingetreten sind und damit die Rolle des Ectoderms als einer Bildungsstätte beendigt ist.

cc) Das Entoderm.

Das innere Epithel der Gonade ist stets einschichtig; es besteht aus Cylinderzellen, die mit Geißeln versehen sind. Die Cylinderzellen sind verschieden hoch, entsprechend dem Teil der Gonade, in dem sie sich befinden, und dem Entwicklungszustande derselben.

Von Bedeutung für uns ist der Umstand, daß typischerweise die Entodermzellen viele Vacuolen enthalten, die oft in Form einer großen Vacuole in der einen Hälfte der Zelle beisammenliegen. So erhält man auf Schnitten Bilder, bei denen eine Hälfte des Entoderms, und zwar die nach der Stützlamelle zu, ganz hell, blasig, die andere Hälfte dagegen viel dunkler aussieht. Während in dem einen Teil der Entodermzelle nach dem Kanallumen zu das ganze Plasma um den Kern versammelt ist, ist der andere Teil der Zelle von einer Flüssigkeit erfüllt. Diese Flüssigkeit scheint mir eine be-

sonders wichtige Rolle für die Ernährung der Eizellen zu spielen, wovon später die Rede sein wird.

Sobald die Eizellen, wie oben gesagt, aus der ersten Teilung hervorgegangen sind, verlassen sie das Ectoderm, um sich an die andere Seite der Stützlamelle zu begeben. Jede Eizelle, welche man im Verband des Entoderms findet, hat die schon vorher erwähnte chromatische Granulation.

Bei dem Verhalten des Chromatins möchte ich etwas länger verweilen, um kurz die Frage nach der „chromatischen Ernährung" der Eizellen zu streifen.

Bilder, aus denen eine solche Ernährung nach Ansicht der Verfasser zu schließen ist, haben bei Medusen Trinci (1907) und Schaxel (1910) gegeben. Ersterer hat die chromatischen Körper als Chromidien, letzterer, der eine Emission des Chromatins aus dem Kern beobachtet haben will, als Kinetochromidien bezeichnet.

Ich habe diese Frage nicht genauer untersucht, aber eine direkte Durchwanderung aus dem Kern niemals auf meinen Präparaten gesehen und bezeichne daher diese Granulation um den Kern als chromatische Körnchen, ohne damit etwas über ihre Funktion aussagen zu wollen. Diese Körnchen, die auftreten, sobald die Oocyte in die Wachstumsperiode eingetreten ist, nehmen gleichzeitig mit dem Ei an Größe zu (Fig. 6, 24 u. 25). Sie erreichen dabei oft eine auffallende Größe (Fig. 23). Schließlich zerstäuben sie und liegen in Form ganz kleiner Körnchen im ganzen Protoplasma des Eies überall verteilt (Fig. 22), indes sie vorher, während ihres Wachstums, der Membran des Kernes eng anlagen. Dies spricht jedenfalls dafür, daß irgendwelche Beziehungen zum Kern bestehen.

Von besonderem Interesse ist eine Erscheinung, die meines Wissens bei Medusen noch nicht beschrieben wurde: die Körnchen besitzen stets einen hellen Hof, wie es Fig. 13 zeigt. Man wäre zuerst nach Analogie von Hydroiden veranlaßt anzunehmen, daß es sich in diesem Falle um Kerne von anderen Zellen handle, die das Ei selbst aufgefressen hat. Besonders hierzu verleitend sind die Fäden, welche den Hof durchziehen und die man für das Fadengerüst des Kernes einer Entodermzelle halten könnte. Daß das hier nicht der Fall ist, konnte ich schließlich an in Hermann'scher Flüssigkeit fixiertem Material mit Bestimmtheit nachweisen. Das anscheinende achromatische Fadengerüst ist nichts anderes als ein Netz außerordentlich feiner Straßen des Protoplasmas des Eies. Was den hellen Hof um die chromatischen Körnchen betrifft, so liegt der

Gedanke nahe, daß das Chromatin irgendwelche Wirkung auf das Protoplasma ausübt.

Im Ectoderm ist der subumbrellare Teil der Gonade, wie wir gesehen haben, immer mehr entwickelt und enthält meistens junge Eizellen. Dementsprechend finden wir im Entoderm die jungen Eizellen vorwiegend in dem subumbrellaren Teil und nur hier und da auch im exumbrellaren Teil der Gonade (Fig. 12). Etwas weiter entwickelte Eier liegen zu beiden Seiten der jüngsten Oocyte, d. h. in der Richtung des seitlichen Teiles der Gonade. So kommt es, daß, je größer das Ei ist, es um so weiter von der jüngsten Oocyte entfernt ist. Schließlich bekommen wir ein Bild, welches die Fig. 12 sehr gut zeigt.

Es fragt sich nun, wodurch diese merkwürdige Gruppierung der Eizellen, welche regelmäßig auf jedem Schnitt mehr oder weniger deutlich hervortritt, verursacht wird.

Es wurde bei Cölenteraten von verschiedenen Autoren von einer aktiven Wanderung der Eizellen auf ein bestimmtes Ziel hin gesprochen. So hätte man auch hier den Eizellen „Bewegungsinstinkt" zuschreiben und diesen Vorgang so erklären können, daß die Eizellen, nachdem sie im subumbrellaren Teil die Stützlamelle passiert haben, aktiv zum seitlichen Teil der Gonade wandern. Aber so etwas auf Grund der Schnitte nachzuweisen, halte ich für vollständig ausgeschlossen. Es läßt sich aber eine andere Erklärung finden, nämlich, daß die Gruppierung der Eizellen durch die Entwicklung des Kanals selbst verursacht wird.

Wie kommt es nun, daß irgendwelche Veränderung in der Größe oder der Gestalt des Kanals einen Einfluß auf die Eizellen hat? Wenn wir die Eier als frei im Entoderm liegend betrachten oder, wie mehrmals bei Cölenteraten beschrieben wurde, als bewegungsfähige, amöbenartige Körper uns vorstellen, so wird uns kaum klar, wie die Ausbreitung des Kanals die Eizellen zu einer Verschiebung zwingt. Nun hat sich aber herausgestellt, daß die Eizellen bei *Octorchis* weder frei im Entoderm liegen noch amöbenartig, bewegungsfähig sind, und zweitens hat sich gezeigt, daß wir die Ursache der Verschiebung der Eizellen nur in dem Verhalten der Eier zu der Stützlamelle suchen müssen.

Die jungen Eizellen liegen stets dicht an der Stützlamelle. Die Stelle, mit welcher sie die Lamelle berühren, ist meistens platt gedrückt, und bei gut fixiertem Material kann man niemals — ab-

gesehen von pathologischen Fällen — einen Abstand zwischen der Eizelle und der Stützlamelle beobachten.

Nicht selten findet man Bilder, welche für das Verhalten der Eizellen zu der Stützlamelle sehr charakteristisch sind. So nehmen z. B. die Eizellen, wenn sie in ihrer normalen Entwicklung von Nachbarn gestört werden, manchmal die merkwürdigsten Formen an und bleiben trotzdem mit der Stützlamelle in Verbindung. Einen schönen Beleg liefert uns z. B. Fig. 11. Eine Eizelle, welche von beiden Seiten von 2 jüngeren Eizellen gedrückt wird, ist gezwungen, in die Höhe zu wachsen und bleibt nur durch einen Stiel mit der Stützlamelle in Berührung. Auffallend scheint es, daß gerade bei diesen noch sehr jungen Eizellen, um welche doch noch sehr viel Platz frei ist, solch eine abnorme Zellgestalt auftritt. Es fragt sich, warum das Ei sich nicht dahin begeben hat, wo es für seine Entwicklung mehr freien Platz finden konnte, oder warum die jungen Eizellen sich nicht seitlich von der größeren Eizelle verschoben haben. Wir sind an den Gedanken, daß die Eizellen der Cölenteraten frei im Epithel liegen oder sogar den Ort zu wechseln fähig sind, so gewöhnt, daß wir diese Frage aufstellen. Nehmen wir aber an, sie seien unbeweglich, so sind wir der Beantwortung überhoben.

Das eben geschilderte Bild beantwortet diese Frage unzweifelhaft dahin, daß eben diese Eizellen nicht frei im Entoderm liegen, sondern zu der Stützlamelle in irgendwelcher Beziehung stehen. Ich glaube, daß folgende drei Tatsachen, 1. daß die Eizellen stets dicht an der Stützlamelle liegen, 2. daß die Eizellen mit plattgedrückter Fläche die Lamelle berühren und 3. daß die Eier auf dieser Entwicklungsstufe nicht aktiv den Ort wechseln können, zur Genüge zeigen, daß die Eizellen, sobald sie in den Verband des Entoderms eingetreten sind, von der Stützlamelle unzertrennbar bleiben.

Bei weiter in der Entwicklung vorgeschrittenen Eiern kann man an der Berührungsstelle mit der Stützlamelle an dieser deutlich kleine Fortsätze erkennen, welche das Ei umfassen. Je größer die Eizelle, desto größer sind die Fortsätze der Stützlamelle. In Fig. 19 sehen wir eine solche Eizelle, welche beinahe halb in die Stützlamelle geraten ist. Schließlich, wenn die Eizellen so groß sind, daß sie normalerweise in dem seitlichen Teil der Gonade liegen, so befinden sie sich schon vollständig innerhalb der Stützlamelle (Fig. 14, 17). Solch ein Bild zeigt sehr schön Fig. 17, welche ein kleines Stück eines Längsschnittes darstellt; wir sehen da, wie die

Eizellen in der Stützlamelle eingebettet liegen und eine langgestreckte Form annehmen. Andere Bilder dagegen, wie z. B. Fig. 14 u. 15, liefern einen Beweis, wie sich die Eizellen verhalten, wenn sie sich ungestört von anderen Zellen entwickeln können. Diese und viele andere Präparate (Fig. 3, 12, 14, 15, 19 u. a.) zeigen, wie die Eizellen stets die Stützlamelle mit möglichst breiter Fläche zu berühren streben und im Verlauf der weiteren Entwicklung sich von dieser umhüllen lassen.

Es fragt sich nun, wie diese Umhüllung vor sich geht; wird das zur Umhüllung verwendete Material von der Stützlamelle selbst oder von dem Entoderm geliefert? Am einfachsten wäre eigentlich die Annahme, daß die Eizellen direkt in die Stützlamelle hineinwandern, dann aber nicht ganz durchpassieren, sondern von ihr umwachsen werden. Aber trotz aller Mühe gelang es mir nicht, einen genauen Nachweis für diese Annahme zu finden. Außerdem müßten wir, wäre dies wirklich der Fall, erwarten, daß die Eizellen, besonders noch ganz junge, sich in der Stützlamelle bewegen können, was, wie aus Fig. 11 z. B. hervorgeht, keineswegs zutrifft. Möglich scheint es noch, daß das Ei auf das Entoderm einen Reiz ausübt, so daß letzteres neue Stützlamelle bildet. Ich sage „neue Stützlamelle", da ich betonen will, daß es kein anderes Material, wie es Manche sich wohl denken mögen, ist. Es ist eben von großer Bedeutung, daß die Umhüllung des Eies nichts anderes ist als die Stützlamelle selbst. Bei allen verwendeten Fixierungs- und Färbungsmethoden hat sich gezeigt, daß die Umhüllung und die Stützlamelle aus ein und derselben Substanz bestehen.

Eine Tatsache beweist noch deutlicher die Unzertrennbarkeit der Eizelle von der Stützlamelle. Man findet nämlich ab und zu Eizellen, welche frei, also nicht an der Stützlamelle, liegen. Es handelt sich dann entweder um Eier, deren Stiel durch einen anderen Schnitt getroffen ist, die also nur scheinbar frei sind, oder wir haben eine abortive Zelle vor uns. Diejenigen Eizellen, welche man mehr oder weniger weit von der Stützlamelle entfernt im Entoderm findet, sind dem Zerfall preisgegeben. Nachdem sie zunächst eine Zeitlang unverändert bleiben, werden sie schließlich, zugleich mit anderen unbrauchbaren Partikeln, ausgestoßen (Fig. 21). So findet man im ganzen Raum des Kanals und im Magen manchmal vereinzelt, manchmal in großer Zahl solche Zellen, welche bald zugrunde gehen. Es sei hier darauf hingewiesen, daß eine Untersuchung am Totalpräparat bei Medusen, welche gerade viele abortive Zellen haben, zu einer Täuschung führen kann; dann würde man

leicht annehmen, daß die normalen Eizellen von einer Gonade zur anderen wandern, oder daß die reifen Eier durch den Magen entleert werden, was beides irrig ist.

Es schien mir von Interesse, näher zu untersuchen, ob die Degeneration der Eizellen vor oder nach der Ablösung von der Stützlamelle vor sich geht oder ob sie ganz unabhängig davon stattfindet. Nun konnte ich keine einzige Eizelle, die im Begriff stand zu degenerieren, in Berührung mit der Stützlamelle finden. Daher glaube ich, mit Recht daraus den Schluß ziehen zu dürfen, daß die Eizelle zugrunde geht, nachdem sie die Stützlamelle durch irgendwelche Bedingungen verlassen hat und im Entoderm keinen Anhaltspunkt finden konnte. Mit anderen Worten: die Eizelle kann sich nur am Leben erhalten in der Stützlamelle oder in Berührung damit.

Nun scheinen aber einige Befunde anderer Autoren meinen Resultaten zu widersprechen. Es wurde mehrmals bei Cölenteraten beschrieben, daß die Eier amöbenartige Fortsätze zeigen und daher vermutlich zum Wandern fähig seien, ferner, daß sie sich durch Pseudozellen, Nährzellen, ernähren, in anderen Fällen, daß sie ein Syncytium bilden und dann verschmelzen. Dies alles ist im vorliegenden Fall undenkbar, wenn die Eizellen, wie es sich bei *Octorchis* erwiesen hat, in der Stützlamelle liegen. Ich habe mich eigens bemüht, hier auch der anderen Ansicht nachzugehen, bin aber immer wieder zu dem Resultat gekommen, daß die Eizellen unserer Meduse weder amöboid sind noch durch Pseudo- oder Nährzellen sich ernähren. Ich will hier einige Präparate vorführen, welche eventuell zu einer irrtümlichen Annahme führen könnten. So fand ich auf einem Längsschnitt von 5 μ ein Bild (Fig. 24), welches man leicht als ein Syncytium hätte annehmen können. Es gelang mir aber schließlich doch, auf Schnitten von 2—3 μ Dicke, mich zu überzeugen, daß jede Eizelle eine sehr feine, kaum sichtbare Membran besitzt. Abgesehen davon kann hier aus folgenden Gründen von einem Syncytium nicht die Rede sein. Die Eizellen liegen niemals in mehreren Schichten, sondern bilden stets nur eine Reihe, wie es jeder beliebige wirkliche Querschnitt (Fig. 3, 8, 12, 20 u. a.) lehrt. Wenn wir auf einem Längsschnit eine mehrschichtige Lage der Eizellen gefunden haben, so erklärt sich daraus, daß es in Wirklichkeit schräg getroffen, nur ein Flächenschnitt ist.

Einmal allerdings habe ich eine große Eizelle mit 2 großen Kernen gesehen und halte es nicht für ausgeschlossen, daß es sich

hier um eine Verschmelzung handelt. Da ich dies aber unter vielen Tausenden von mir untersuchten Schnitten nur ein einziges Mal fand, so glaube ich darauf keinen besonderen Wert legen zu müssen.

Bei Besprechung der chromatischen Granulation habe ich schon erwähnt, daß der Hof um diese Körnchen mit ihren feinen Plasmastraßen eine Täuschung hervorrufen kann. Außer diesen täuschenden Bildern konnte ich, trotz aller Mühe, keine Spur von einer direkten Ernährungsaufnahme beobachten. Wie die Ernährung bei *Octorchis* stattfindet, läßt sich auf Grund der Präparate nicht feststellen. Es scheint mir nur der Gedanke naheliegend, daß die Eizellen von der Flüssigkeit, welche die Entodermzellen enthalten, ernährt werden. Die Entodermzellen im Gebiet der Gonade sind sonst sehr hoch und, wie ich schon sagte, zur guten Hälfte, vielleicht sogar noch mehr, von einer Flüssigkeit erfüllt. Dort wo Eizellen von verschiedener Größe vorhanden sind, gibt es auch verschiedene hohe Entodermzellen. Dort wo große Eier liegen, sind die Entodermzellen klein, sind umgekehrt die Eier klein, dann finden wir große Entodermzellen (Fig. 12, 17, 18), und zwar besteht die Veränderung, welche die Entodermzellen beim Wachstum der Eier erlitten haben, lediglich darin, daß sie nicht mehr so viel Flüssigkeit wie vorher besitzen. Da nun gerade dort mehr Flüssigkeit verloren gegangen ist, wo die Eier größer sind, so folgt daraus, daß diese Flüssigkeit zu nichts anderem als für die Eizellen verwendet wurde. Übrigens werde ich noch Gelegenheit haben auf die Frage zurückzukommen und will mich daher vorläufig mit diesen Bemerkungen begnügen.

Zum Schluß möchte ich noch erwähnen, daß es bei histologisch ungenügender Fixierung, besonders bei solcher mit Formol, den Eindruck erweckt, als ob die Eizellen amöbenartige Fortsätze bildeten. Stellt man aber seine Untersuchungen an einem z. B. mit Flemming's Lösung fixiertem Präparat an, so wird der Unterschied sofort klar.

Bei *Octorchis* sind die Eizellen stets mit einer Membran versehen, bilden niemals Fortsätze und zeigen überhaupt keine Spur von einer aktiven Bewegung der Eizelle.

Die Eizellen gelangen dann durch Zerreißen des Ectoderms ins Wasser und haben eine gallertige Hülle, welche von der Stützlamelle stammt.

dd) Literatur.

Interessant sind die Beobachtungen von Metschnikoff (1886). Er gibt an, daß das abgelegte Ei 0,14 mm groß ist und daß unsere Meduse

die Eier um 8 Uhr abends legt. Dabei bemerkt er, daß „die Eier nicht zu jeder beliebigen Zeit, sondern in einer für jede Art bestimmten Reihe von Stunden abgelegt werden“ (p. 24). Es ist sehr leicht möglich, daß dies mit der Eibildung. die, wie wir gesehen haben, schubweise erfolgt, im Zusammenhange steht. Ein einziges Mal habe ich eine Eizelle gesehen, die im Begriffe stand die Gonade zu verlassen (Fig. 29). Die Größe dieses Eies ließ sich wegen dessen Form nur ungefähr bestimmen und beträgt sicher nicht mehr als 0,12—0,13 mm. Der Kern hat eine unregelmäßige Kontur, und der Nucleolus scheint im Begriff zu sein zu zerfallen, da wir auf dem nächsten Schnitt (Fig. 30) schon Körnchen finden, welche wahrscheinlich vom Nucleolus stammen. Andere Eizellen derselben Meduse von 0,13 mm Größe haben ebenfalls solche Kerne mit einem großen und vielen kleineren Nucleoli (Fig. 31). Bei anderen Medusen beobachtete ich dagegen Eizellen von derselben Größe, die vollständig normale Kerne hatten, außer den Nucleoli, welche meistens die merkwürdigsten Formen annehmen, wie die Figg. 26—28 zeigen. Ob die Kerne dieser Meduse geschrumpft oder ob die Eizellen frühzeitig durch irgendwelche Umstände reif geworden sind, läßt sich so ohne weiteres nicht sagen.

Histologisch wurde unsere Meduse nur von den Gebrüdern Hertwig (1878) untersucht. Leider haben diese Forscher nur ein einziges Exemplar, das überdies noch der Reife nahestand, zur Verfügung gehabt; sie sind zu folgendem Resultate gekommen: „Weder nach dem Entoderm-, noch nach dem Ectodermepithel zu scheinen die Eier durch eine Stützlamelle abgegrenzt zu sein, so dass an einem derartigen Präparat ihre Zugehörigkeit zu einer der beiden Epithelschichten nicht bestimmbar ist. Wenn auf einem Schnitte 2 nebeneinander liegende Eier herausfallen, so wird eine dünne Haut sichtbar, welche zwischen ihnen eine Scheidewand bildet und sich mit dem inneren und äusseren Epithel in Verbindung setzt“ (p. 26).

Der erstere Befund, daß die Eizellen weder nach dem Entoderm noch nach dem Ectoderm durch die Stützlamelle abgegrenzt sind, erklärt sich wohl dadurch, daß die untersuchten Präparate mit Osmiumsäure behandelt wurden. Bei dieser Fixierungsmethode zieht sich die Stützlamelle so zusammen, daß sie nur mit großer Mühe bei stärkerer Vergrößerung zu finden ist. Dabei liegt sie so an der Eizelle, daß man sie für die Membran des Eies halten kann. Außerdem war damals die Eisenhämatoxylin-Färbungsmethode, welche, wie es scheint, noch ziemlich gut die Stützlamelle von Osmiumpräparaten zu färben imstande ist, noch unbekannt. Der letztzitierte Satz aber stimmt jedenfalls mit meinen Befunden überein. Die Haut, welche die Forscher als Scheidewand zwischen den Eizellen bezeichnet haben, kann nichts anderes als eine Stützlamelle sein.

b) Die Gonade der Subumbrella.

In den eigentlichen Prozessen der Eibildung wie der ersten Entstehung gleicht die Gonade der Subumbrella vollkommen der des

Magenstiels. Nur soll kurz auf die äußere Form und den Bau eingegangen werden, da sich hier in einigen Punkten die Gonaden etwas voneinander unterscheiden.

Wir müssen annehmen, wenn wir eine junge Meduse, welche eine lange, an den beiden Enden allmählich zugespitzte Form hat — was besonders gut bei Männchen ausgeprägt ist —, beobachten, daß die Mitte, also die dickere und bestentwickelte Stelle der Gonade die ist, an welcher die Entwicklung der Eizellen zuerst begonnen hat. Hätten wir eine derartige der Länge nach ausgestreckte spindelförmige Gestalt bei Gonaden nur ab und zu beobachtet, so wäre es als Zufall zu betrachten. Aber diese Erscheinung wiederholt sich stets, wie es meine Total- und Schnittpräparate zur Genüge zeigen.

Bei der jüngsten Meduse, welche ich in toto untersucht habe, war die Gonade beinahe in der ganzen Länge des Radialkanals der Subumbrella entwickelt, die Eizellen waren noch sehr klein, und sie lagen nicht dicht nebeneinander, sondern vereinzelt, voneinander etwas entfernt. Nur ungefähr in der Mitte war die Gonade etwas entwickelt, die Eizellen größer und häufiger. Bei höher entwickelten Gonaden tritt der Unterschied zwischen den Entwicklungsstufen des mittleren Teils einerseits und denen des proximalen und distalen andrerseits noch deutlicher hervor, indem die Gonade die vorher geschilderte spindelförmige Gestalt zeigt. Bei sehr weit entwickelten Medusen ist die Gonade zum größten Teil gleichstark, nur gerade die beiden Enden noch wenig entwickelt.

Die obere Gonade unserer Meduse ist, trotzdem sie viel später hervortritt (siehe unten), 2-, ja manchmal 3mal so lang wie die untere Gonade. Wenn wir die Querschnitte der beiden Gonaden vergleichen, so finden wir, daß die Eizellen der unteren Gonade stets in ihrer Entwicklung viel weiter und daher auch viel größer sind als die der oberen Gonade. Daraus folgt, daß die untere Gonade früher ihre Entwicklung begonnen hat und daß die obere Gonade viel mehr Urgeschlechtszellen enthält.

In der oberen Gonade tritt die typische Anordnung der Geschlechtszellen, wie wir es bei der unteren Gonade gesehen haben (Fig. 12), nicht so deutlich hervor.

Die obere Gonade kann bei der Fixierung leicht abfallen, was ich mehrmals beobachten konnte. Dieser Umstand kann zu der Annahme verleiten, die Meduse besitze manchmal nicht alle vier oberen Gonaden.

II. Teil. **Die Entstehung der Eizellen.**

a) Vorbemerkung.

Wir haben gesehen, daß die Eizellen sich im Ectoderm differenzieren und dicht an der Stützlamelle sitzen, daß sie später in den Verband des Entoderms treten, wo sie ebenfalls an der Stützlamelle fest sitzen bleiben, so daß von einer eigentlichen Wanderung nicht die Rede sein kann. Die Eizellen gehen eben lediglich von einer Seite der Stützlamelle auf die andere über. Schließlich werden die Eizellen ganz in die Stützlamelle eingebettet, in der sie bis zu ihrer Reife bleiben, um nachher passiv frei zu werden. Dabei besitzen die Eier stets eine Membran und zeigen niemals einen amöboiden Zustand. Diese Befunde lieferten uns einen Beweis dafür, daß die Eizellen bei *Octorchis* ein aktives Wanderungsvermögen nicht besitzen.

Weismann (1883), welcher annahm, daß die Campanulario-Leptomedusen sich phylogenetisch von den Tubulario-Anthomedusen herleiten lassen, erklärt die Lage der Gonaden bei Campanulariden an der Subumbrella für eine sekundäre und von der bei den Anthomedusen vorherrschenden Lage im Manubrium durch phyletische Verschiebung herzuleiten. So erstrecken sich die Gonaden bei *Tima* vom Manubrium bis zum Schirmrand. „Bei *Octorchis* ist ein Theil dieser vier langen Gonadenbänder ausgefallen, so dass auf diese Weise 8 Gonaden entstanden sind.“ Schließlich haben sich bei anderen Medusen die Gonaden ganz auf die Radialkanäle zurückgezogen.

Um diese hypothetische Äußerung Weismann's zu bestätigen, versuchte Hartlaub nachzuweisen, daß die Keimstätte bei *Obelia* sich stets im Manubrium befinde, so daß die Eier von Manubrium in das Ovar hineinwandern müßten.

Wie schon Claus und Hartlaub berichten, liegen bei ganz jungen Exemplaren von *Octorchis* die unteren Gonaden dicht dem Manubrium an. Erst später bei weiterer Entwicklung der Meduse entfernt sich die Gonade vom Manubrium. Es ließe sich daher vermuten, daß auch bei *Octorchis* die unteren Gonaden vom Manubrium aus ihren Anfang nehmen. Wäre dies richtig, so läge weiter die Frage nahe: wird auch die obere Gonade von den wandernden Eizellen gebildet? Da aber nach unseren Befunden von einer Wanderung der Eizellen keine Rede sein kann, so schien

es mir von Interesse, zu untersuchen, ob die Eizellen wirklich aus dem Manubrium stammen und wie sie dann ihre Reifungsstätte erreichen.

b) Zeitliche und morphol. Unterschiede in der Entwicklung der Meduse.

Ich möchte, bevor ich zur Beantwortung dieser Frage übergehe, zwei kleine morphologische Erörterungen vorausschicken, in denen ich erstens über die auffallende Verschiedenheit im Fortschreiten der Gonaden einerseits, der Tentakel, sowie der Größe andrerseits bei der von mir in so zahlreichen Exemplaren untersuchten Meduse einiges sagen möchte, da mir dies für die Erklärung der komplizierten Vorgänge in der Entwicklung der Meduse wichtig erscheint, zweitens aber auch auf die Bildung des Magenstiels etwas eingehen will, die auch ein besonderes Licht auf die der Gonaden wirft.

Claus beobachtete zuerst ganz junge Exemplare der *Octorchis*, welche aus der Adria stammten. Bei 1, 2, 3 mm großen Medusen fand er keine Spur von Gonaden. Bei einer Meduse von $3^1/_2$—4 mm Schirmbreite „zeigt der terminale Abschnitt des Magenrohres schon die Anlagen zu den vier Gonaden, welche somit weit früher als die vier Gonaden der Subumbrellawand auftreten und in etwas späteren viertentakligen Stadien schon reife Eier enthalten können, wenn die vier letzteren Gonaden noch kaum als Anlagen bemerkbar sind" (1881, p. 99). Die ersten Spuren der subumbrellaren Gonaden konnte er erst bei Medusen von ca. 7—8 mm im Durchmesser wahrnehmen. Hartlaub (1897, p. 195) konnte ebenfalls die erste Anlage der Gonaden bei helgoländischen Medusen am distalen Ende des Magenstiels beobachten. Die Gonade der Subumbrella erscheint nach Hartlaub — im Gegensatz zu den Befunden von Claus — bereits früh, aber doch etwas später als die Gonaden des Magenstiels, auf den „octonemalen Stadien".

Ich habe Medusen von nur ca. 4 mm Schirmbreite beobachtet, welche an beiden Stellen schon so weitentwickelte Gonaden hatten, daß man sie mit bloßen Augen sehr gut sehen konnte. Diese Medusen haben allerdings schon 8 Tentakel gehabt, während nach Claus die Medusen aus der Adria erst bei ca. 7—8 mm Durchmesser die 8tentaklige Form annehmen. Es scheint, als ob bei beiden

Medusen an beiden Stellen nachweisbare Gonaden nur auf dem 8tentakligen Stadium sich bilden.

Haeckel fand bei Corsica eine nur 3 mm große Meduse mit 4 Tentakeln und 8 reifen Gonaden, welche er als *Octorchidium* bezeichnet. „Die unreifen Larven von *Octorchis* und *Octorchandra* — sagt Haeckel — bleiben einige Zeit auf derselben Formstufe stehen, welche *Octorchidium* zeitlebens beibehält. Aber auch jene Larven werden in dieser Form bisweilen geschlechtsreif" (1879, p. 196). Wir sehen also, daß auch die mediterrane Meduse schon bei 3 mm Schirmbreite und sogar im 4tentakligen Stadium an beiden Stellen Gonaden haben kann.

Die Entwicklung der beiden Medusen unterscheidet sich nicht nur dadurch, daß unsere nordische verhältnismäßig früher und die andere, mediterrane viel später die Geschlechtsprodukte erzeugt sondern auch dadurch, daß bei „*Octorchis*" die obere Gonade viel später als die untere entsteht, während sie bei „*Octorchandra*" zeitlich gleich nachfolgt. Aber nicht nur die an anderem Aufenthaltsort oder zu anderer Jahreszeit gefundenen Medusen zeigen derartig starke zeitliche Verschiedenheiten in der Erzeugung der Gonaden, sondern auch die Medusen, welche im Laufe ganz kurzer Zeit gesammelt werden, zeigen bedeutende Variationen in ihrer ganzen Entwicklung.

Ich beobachtete mehrmals, daß die ganz großen Medusen verhältnismäßig schwach, die viel kleineren hingegen entschieden stärker entwickelte Gonaden besaßen. Auch die Zahl der Tentakel steht in keiner Beziehung zu der Entwicklung der Gonade. In der eingangs gegebenen Tabelle sehen wir z. B. eine Meduse von 5 mm Schirmbreite mit 11 Tentakeln, die andere bei 11 mm Schirmbreite mit 10 Tentakeln. Die Gonaden sind dagegen bei den letzteren 2mal so groß wie bei der ersteren.

Auch die Zeit der Entstehung und der Entwicklung der unteren und oberen Gonaden variiert. Nach Claus und Hartlaub (1897) soll zuerst die untere Gonade bemerkbar sein und erst später die obere, was ich für die meisten Fälle bestätigen kann. Aber es gibt auch Fälle, in denen der Prozeß gerade umgekehrt verläuft.

Während Haeckel z. B. eine *Octorchis* beobachtete, welche ca. 9 mm im Durchmesser und einen 11 mm langen Magenstiel hatte, fand ich ein Exemplar von ca. 7 mm Schirmbreite, welches einen nur ca. 2—3 mm langen Magenstiel besaß.[1]) Dementsprechend waren

1) Der Magenstiel kann sich zweifellos etwas zusammenziehen, so daß man bei ihm immer nur von einer relativen Länge sprechen kann.

auch die oberen, ca. 3 mm langen Gonaden, sehr stark entwickelt, während ich von den unteren Gonaden bei 80facher Vergrößerung keine Spur entdecken konnte. Ähnliche Fälle konnte ich öfters beobachten.

Schließlich wäre noch zu erwähnen, daß die Gonaden der Meduse sich nicht in allen Radien gleichstark entwickeln. So findet man auf den Querschnittsbildern durch den Magenstiel 3 stark- und 1 ganz wenig entwickelte Gonade.

Claus berichtet, daß „die Entwicklung von *Octorchis* in die Monate Mai, Juni und Juli fällt, zu welcher Zeit man Larven verschiedenen Alters antrifft"; indessen hat er „auch während des Winters sowohl ganz junge, eben vom Ammenstock gelöste Glöckchen als Larven verschiedenen Alters beobachtet". Graeffe (1884) bestätigt dies und hält es für sehr wahrscheinlich, daß die *Campanopsis*-Polypen 2 Perioden der Medusenknospen haben oder daß die in größerer Tiefe lebenden Polypen eine andere Zeit der Knospung einhalten.

Ich kann in dieser Hinsicht hinzufügen, daß ich sogar in einem aus ein und demselben Fang stammenden Material ganz kleine Medusen (von 1, 2 mm Schirmbreite) wie auch solche von vollständiger Reife (Schirmbreite ca. 17—20 mm) gefunden habe.

Während die adriatische *Octorchis* im Frühjahr und Winter beobachtet wird, erscheint die helgoländische, wie man auf Grund der Beobachtungen von Hartlaub (1897) bestimmt sagen kann, nur im Herbst, und zwar meist im September.

Unsere Meduse kann sich also in verschiedenen Gewässern, vielleicht auch in verschiedener Tiefe, zu verschiedensten Zeiten und daher auch in verschiedensten Temperaturen entwickeln. Mit Recht sagt daher Claus betreffs der Unterschiede zwischen helgoländischen und adriatischen Medusen, daß die erstere „unter anderen Lebensbedingungen an einem anderen Aufenthaltsorte an Scheibenumfang zunehmen und hiermit im Zusammenhange eine größere Tentakelzahl gewinnen könnte" (Claus 1881, p. 102). Um so mehr müssen die verschiedenen Lebensbedingungen, hauptsächlich aber Temperatur und Ernährung, die Entstehung und die Entwicklung der Eizelle beeinflussen.

c) Die Bildung des gallertigen Magenstiels.

Bei der soeben frei gewordenen Meduse von einem Durchmesser von nahezu 1 mm fand Claus, daß das Manubrium eine zylindrische.

am Ursprung 4seitige Gestalt hatte und daß „die Gallertlage der Umbrella an dem Magendeckel noch keine die Anlage des Magenstiels andeutende Vorwölbung zeigt“ (1881, p. 95). Erst bei einer älteren Larve von ca. $2^1/_2$ mm Schirmbreite beobachtete er „einen ganz kurzen, im Entstehen begriffenen Magenstiel“ (p. 98). Während des weiteren Wachstums der Meduse nimmt der Magenstiel an Länge zu, und dadurch wird das Manubrium allmählich immer weiter nach unten verschoben. Leider gibt der Forscher nichts Näheres an, und aus seinen Zeichnungen läßt sich auch sehr wenig schließen, was die Entwicklung des Magenstiels anbelangt. Die Zeichnung von dieser Larve zeigt, daß die Radialkanäle so in die 4 Ecken des becherförmigen Magens münden, daß sie mit der breiten Fläche des letzteren einen rechten Winkel bildeten. Das Bild einer noch weiter entwickelten Meduse (3 mm) ist in dieser Hinsicht schon bestimmter, indem es zeigt, daß das Manubrium an seiner Basis kleine kegelförmige Fortsätze bildet. Hartlaub (1909) untersuchte ein ca. 15 mm großes Exemplar, welches sehr ähnlich dem unserer Meduse ist und welches er als *Octorchandra orientalis* bezeichnet. Unter anderem gibt er an, daß „die Radialkanäle unterhalb der Gonaden des Magenstiels beträchtlich verdickt sind und oralwärts sich erweitern. Der übrige Teil der Radialkanäle ist sehr schmal“ (p. 457). Dies kann ich durchaus für unsere Meduse bestätigen. Der oralwärts sich erweiternde Magenstiel ist besonders auffallend, wenn er etwas zusammengezogen ist. Wenn die Gonaden in der Mitte des Magenstiels liegen, so zeigen die beiden Teile des Magenstiels eine kegelförmige Gestalt, was besonders für den distalen Teil in einer Querschnittsserie gut zu sehen ist. Noch besser kann man an jungen Exemplaren, bei welchen noch keine Gonaden ausgebildet sind, sich überzeugen, wie die Radialkanäle ihrer ganzen Länge nach allmählich an Breite zunehmen. Auf Querschnitten durch das proximale Ende des Magenstiels sieht man, daß die Radialkanäle sehr eng sind, so daß ihr Ectoderm und Entoderm sogar bei starker Vergrößerung schwer zu unterscheiden ist. Der Gallertstiel ist dagegen sehr dick und daher die 4 Kanäle weit voneinander entfernt. Mit jedem Schnitt weiter merkt man, daß die Kanäle allmählich weiter werden, der Gallertstiel dagegen kleiner (man vgl. z. B. die Figg. 36 u. 37). Am distalen Ende erreichen die Kanäle ihre maximale Größe und sind nur durch ganz kurze Strecken voneinander getrennt (Fig. 32 u. 33, 37 u. 38). Der Übergang des Magenstiels in das Manubrium ist nur daran zu erkennen, daß man keinen Gallertstiel mehr findet;

sonst sind die 4 Kanäle beinahe von derselben Größe und bilden genau dieselbe kreuzförmige Figur wie vorher. Nach dem Mund zu werden die 4 Zipfel allmählich kleiner, das Kanallumen dagegen immer größer, so daß schließlich die Falten vollständig verschwinden.

Das Entoderm an der Basis des Manubriums und am distalen Ende des Magenstiels ist mehrschichtig und befindet sich zumeist in einem regen Wachstum, was viele Kernteilungsspindeln, welche man hier findet, bezeugen. Auch hier findet man gar nichts, was einen Abschnitt von einem solchen Gastralteil gegenüber einem anderen andeuten könnte. Von dieser Stelle an proximalwärts ist das Entoderm immer weniger stark entwickelt, so daß es bald darauf aus einschichtigen cylindrischen Zellen besteht. Zellenteilungen findet man hier verhältnismäßig sehr selten. Dasselbe Verhalten zeigt das Ectoderm, welches an der distalen Hälfte mächtig entwickelt ist, im Gegensatz zur proximalen des Magenstiels.

Diesen allmählichen Übergang des Magenstiels in das Manubrium kann man auch in toto bei jedem Exemplar, welches ein normal ausgezogenes glockenförmiges Manubrium besitzt, sehr gut beobachten. In vielen Fällen aber ist der Magen der Meduse mit Nahrung prall angefüllt und bekommt dadurch eine kugelrunde Gestalt. Bei oberflächlicher Betrachtung scheint es, als ob das Manubrium mit der breiten Fläche dem Magenstiel anliege. Bei genauer Untersuchung findet man aber, daß der basale Teil des Manubriums in 4 konische Trichter ausgezogen ist, welche sich in die 4 Radialkanäle unmittelbar fortsetzen, wie dies für verschiedene Leptomedusen von mehreren Autoren beschrieben wurde (u. A. Maas 1905, p. 28 fig. 29, 30, 31).

Wir sehen also, daß das Manubrium nicht so, wie oft gezeichnet wird, direkt durch die Radialkanäle an dem Körper befestigt wird, sondern zunächst mit dem Magenstiel ein Ganzes bildet. Die Stelle, wo der Magenstiel in das Manubrium übergeht, sieht stets — und zwar bei Medusen verschiedensten Alters — wie ein konischer Trichter aus und kann genau so gut zum Magenstiel wie zum Manubrium gerechnet werden.

Es liegt ohne weiteres der Gedanke nahe, daß der Magenstiel aus dem Manubrium gebildet wird. Wenn die Meduse noch jung ist, hat das Manubrium, welches noch an der Subumbrella sitzt, dementsprechend sehr schwach entwickelte trichterartige Fortsätze. Die 4 Radialkanäle, welche durch das Wachstum dieser Fortsätze des

Manubriums entstehen, sind dann selbstverständlich auch sehr klein. Das Manubrium wächst aber schließlich auch nach der anderen Richtung fort, ebenso vergrößert sich sein Umfang, und dementsprechend werden auch die Trichterteile, wie ich sie nennen möchte, immer größer. Je später also die Radialkanäle des Magenstiels gebildet werden, desto größer sind sie. Nur so scheint es mir möglich zu erklären, warum die Radialkanäle distalwärts immer größer werden. Schließlich zeigt der Umstand, daß der Trichterteil des Manubriums sich meist in regem Wachstum befindet, zur Genüge, daß eben hier die Bildungsstätte ist. Später werden wir noch eine Tatsache zu erörtern Gelegenheit haben, welche auch für diese Annahme spricht.

Goette hat bei *Obelia* nachgewiesen, daß eine bestimmte Strecke der Radialkanäle der Subumbrella einen Teil des ursprünglichen Manubriums darstellt (s. unten). Von *Aequorea* sagt Haeckel, daß „immer neue Kanäle zwischen den vorhandenen aus der Magenperipherie hervorsprossen und gegen den Schirmrand hinwachsen" (1879, p. 209).

Wir sehen also, daß die neuen Radialkanäle unmittelbar aus dem Magen gebildet werden, und Entsprechendes läßt sich von *Octorchis* für nachwachsende Teile desselben Kanals behaupten, nämlich, daß der Magenstiel ein Teil oder ein Produkt des Manubriums ist.

Diese Tatsache gibt uns die Möglichkeit, von der

d) Entstehung der Gonaden

ein richtigeres Bild zu gewinnen.

Claus zeigt uns eine reife Meduse, bei welcher die unteren Gonaden in der Mitte des Magenstiels liegen. Vorher beschreibt er eine noch ganz wenig entwickelte Meduse, bei welcher die Gonaden sich neben dem Manubrium befinden. Es war ihm also auch bekannt, daß die relative Lage der Gonade in bezug auf das Manubrium sich ändert, aber wir finden bei ihm weder eine Erklärung noch eine Erwähnung dieser auffallenden Erscheinung. Hartlaub (1897) erklärt diesen Vorgang kurz folgendermaßen: „Die erste Spur der Gonadenanlagen zeigt sich am distalen Ende des Magenstiels, wo das Manubrium entspringt. Est allmählich rückt die Gonade des Magenstiels höher an demselben hinauf, wobei sie schließlich vom Magen selbst durch einen beträchtlichen Zwischenraum getrennt wird."

Wie rückt aber die Gonade des Magenstiels an demselben höher hinauf? Ist es überhaupt denkbar, daß die ganze Gonade sich verschieben kann? Wenn wir z. B. eine junge Meduse betrachten, bei welcher die Gonaden des Magenstiels nur 1 mm vom Manubrium entfernt sind, so sind sie schon sehr weit entwickelt, und beim Männchen sind schon die ersten 2 Keimzonen deutlich zu unterscheiden. Es ist klar, daß die Gonaden in solchen Entwicklungsstadien nicht wandern können, und wir müssen daher für die Erscheinung, daß sie schließlich doch durch einen Zwischenraum von 2—3 mm vom Manubrium getrennt sind, nach einer anderen Erklärung suchen. Und diese ist: nicht die Gonaden entfernen sich von dem Manubrium, sondern dieses wird durch Neubildung des Magenstiels von den Gonaden entfernt. Damit ist noch ein Beweis dafür geliefert, daß der Magenstiel ein Produkt des Manubriums ist.

Die Gonaden bleiben also während ihrer weiteren Entwicklung an ihrer ursprünglichen Stelle. Nun fragt sich, ob wirklich alle Eizellen an Ort und Stelle, wo sie angetroffen werden, entstanden oder vielleicht doch teilweise — an anderer Stelle entstanden — erst später durch aktive Wanderung dorthin gelangt sind.

Es liegen 2 Arbeiten vor, welche dieselben Fragen bei *Obelia* erörtern.

Hartlaub (1885) untersuchte ganz junge *Obelia* sofort nach der Ablösung und fand keine Spur von einer Eizelle. Erst am 2 Tag fängt die Bildung der Geschlechtszellen an. Die jungen Eier, die leicht an der unregelmäßigen Form zu erkennen sind, liegen am Grunde des Manubriums und der Radialkanäle. Am 6. Tage trifft man vereinzelte Eier in der Mitte des Kanals, aber von einer Gonade ist noch keine Spur zu sehen. Bei älteren Medusen mit reifen Ovarien liegen einige Eier zwischen den Gonaden und dem Manubrium im Verlauf der Radialkanäle. Hierzu bemerkt Hartlaub, daß diese Eier durch ihre „meist in der Richtung des Kanales gestreckte unregelmäßige Form auf Wanderung schließen ließen". Auf Grund dieser Annahme der aktiven Bewegung der Eizellen kommt er zu dem Schluß, daß die Keimstätte für alle Eier stets das Manubrium sei, daß also die ganz jungen Eizellen, die er im Ovarium fand, aus dem Manubrium durch Wanderung in die Gonaden gelangt sind.

Zu einer ganz anderen Annahme kommt Goette (1907) durch Beobachtungen über die Entwicklung des Magens. Er fand bei *Obelia*

longissima die erste Keimbildung schon in den Gonangien, wie auch jüngste Eizellen in der Medusenknospe, welche bald in die Basis des Spadix gelangen. Hier verteilen sie sich zuerst unregelmäßig, später aber in 4 Gruppen, wo sich anfangs bloß einige große Eizellen in den radialen Ecken des Spadix befinden. Das Manubrium ist bei *Obelia longissima* zuerst halbkugelförmig, später sondert es sich durch eine quere Einschnürung nahe der Mitte in eine proximale Hälfte, welche zunächst eine halbkuglige Gestalt erhält, und in eine distale Hälfte, welche becherförmig ist. Die erste „flacht sich immer mehr ab und wird dadurch zu einem niedrigen Polster. Je weiter die Abflachung fortschreitet, desto mehr sinkt das Polster in das Niveau der Subumbrella hinab, bis es nur als centraler Teil derselben erscheint, während nur die becherförmige distale Hälfte des ursprünglichen Manubrium sich als das definitive Manubrium der freien Meduse aus der Subumbrella erhebt. Dadurch aber, daß jenes Polster in die Subumbrella herabsinkt, werden die darin enthaltenen proximalen Abschnitte der vier radialen Rinnen des Spadix in den Verlauf der Radialkanäle einbezogen und fügen sich ihnen als proximale Fortsetzungen an; die ihnen anliegenden Ovarien [es ist damit gemeint: einige größere Eizellen, welche zuerst in den 4 Ecken des Spadix gelegen sind] sind alsdann Anhänge der Radialkanäle geworden, ohne ihren ursprünglichen Platz wirklich verlassen zu haben". „Die in der Basis des ursprünglichen Manubrium entstehenden vier radialen Ovarien von *Obelia longissima* werden also rein passiv, durch eine Wachstumsbewegung des ganzen Manubrium in die Subumbrella verlagert, indem dessen proximale Hälfte vollständig in die Subumbrella einbezogen wird" (1907, p. 239).

Meine Befunde nun sind folgende.

Bei einer Meduse, welche einen ca. 2 mm langen Magenstiel hatte, konnte ich die unteren Gonaden bei 80facher Vergrößerung nicht sehen. Auf Querschnitten durch den Magenstiel fand ich in der proximalen Hälfte keine Eizelle oder irgend etwas Ähnliches. Ungefähr 1 mm weit vom Magen entfernt fand ich die erste Eizelle (Fig. 36). In den ersten darauffolgenden Schnitten findet man ziemlich selten, in einem oder dem anderen Radialkanal, 1—2 Eizellen. Später trifft man aber immer mehr Eizellen, die durch ihre Größe sich von den bisher gefundenen unterscheiden (Fig. 37). Es dauert nicht lange, so merkt man, daß in jedem weiteren Schnitt, trotzdem die Radialkanäle immer größer werden, immer weniger und kleinere Eizellen liegen. Verfolgt man die Schnittserie bis zu Ende des

Magenstiels, so findet man beinahe auf jedem Schnitt solche kleine vereinzelten Eizellen (Fig. 38). Im Manubrium bleiben sie in unveränderter Lage, und auch hier findet man so wie vorher auf jedem Schnitt kleinere und größere Eizellen (Fig. 39). Dabei ist es auffallend, daß man hier meist in dem Gebiet der Zipfel die Eizellen findet. Wir sehen also, daß man bei dieser Meduse in der ganzen distalen Hälfte des Magenstiels wie auch in der Basis des Manubriums die Eizellen findet. Wie ich schon sagte, haben die Gonaden unserer Meduse stets eine typische spindelförmige Gestalt, so daß der mehr entwickelte Mittelteil von dem Endteil sich stark unterscheidet. Dasselbe finden wir auch bei dieser noch wenig entwickelten Gonade, indem das Zentrum der Gonade die Stelle ist, wo die größten Eizellen gefunden wurden. Die Enden dieser Gonade erreichen einerseits die Mitte des Magenstiels und andrerseits die Basis des Manubriums.

An einer anderen, etwas weiter in der Entwicklung vorgeschrittenen Meduse war beinahe das Gleiche zu sehen, nur mit dem Unterschied, daß die Gonade so weit von dem Manubrium abgesondert ist, daß sich zwischen diesem und jener eine ganz kleine Strecke findet, auf der keine Eizelle zu finden ist. Im Manubrium dieser Meduse sind manche Eizellen relativ sehr groß, viel größer als die Eizellen in der Mitte der Gonade. Diese liegen zumeist am Grund des Manubriums. Bei Bildung des Magenstiels sind einige in den Magenstiel übergetreten und befinden sich an einer Stelle, an der sonst niemals eine Eizelle liegt (Fig. 41). Daß die Eizelle nicht durch Wanderung hierher geraten ist, geht schon daraus hervor, daß sie eine Form besitzt, welche eine Wanderung hinauf oder hinunter vollständig ausschließt.

Eine weitere Meduse hatte etwas mehr entwickelte Gonaden als die obigen. Die Gonaden des Magenstiels sind mehr vom Manubrium entfernt, als es bei den vorigen der Fall war. Hier findet man in der Strecke zwischen dem Manubrium und den Gonaden keine einzige Eizelle.

Je größer die Meduse ist, desto größer werden diese Zwischenräume. Meine Untersuchungen viel älterer Medusen haben gezeigt, daß in der Strecke zwischen dem Manubrium und den Gonaden keine weiteren Eizellen zu finden sind. Das Manubrium der älteren Medusen zeigt dagegen verschiedene Zustände. Man findet hier entweder keine Eizelle oder ganz wenig, vereinzelte, oder schließlich

sehr viele Eizellen, deren Zahl ca. 200—300 erreichen kann. Die Eizellen sind dabei von verschiedenster Größe, von 0,01—0,9 mm.

Im letzten Falle scheint es, als ob die Meduse an 3 Stellen Gonaden hätte: an der Subumbrella, am Magenstiel und noch im Manubrium selbst. Die Eizellen, welche sich im Manubrium bilden, gehen früher oder später zugrunde.

Ich habe bisher stets nur von denjenigen Eizellen gesprochen, welche man im Entoderm findet, also von solchen Zellen, von welchen es außer jedem Zweifel steht, daß es Eizellen sind und nichts anderes. Was die jüngsten Eizellen anbetrifft, so fand ich im Ectoderm die Oogonien wie auch die jüngsten Oocyten auch immer nur dort, wo auch in gleicher Höhe im Entoderm die Eizellen zu finden waren. In dem Raum zwischen Manubrium und Gonade fand ich keine differenzierte Eizelle. Allerdings ist das Ectoderm an diesem Teil sehr stark entwickelt, und man findet nicht selten Zellen, die sich durch ihre Größe von anderen unterscheiden. Wahrscheinlich sind es Vorstufen von Drüsen- resp. Nesselzellen.

Ich habe ferner noch die Räume zwischen den beiden Gonaden abgesucht und bin zu dem Schluß gekommen, daß eine Wanderung der differenzierten Keimzellen von einer in die andere Gonade nicht vorkommt, weder bei den jüngsten noch bei den ältesten Medusen. Erstens sind die Epithelien im proximalen Teil des Magenstiels so außerordentlich dünn, daß es überhaupt kaum denkbar ist, daß eine Eizelle sich hier bewegen kann. Zweitens habe ich bei vielen Untersuchungen keine Eizelle auf dieser Strecke gefunden, ausgenommen ein einziges Mal und da nur 7 kleine Eizellen in allen 4 Kanälen zusammen.

Wenn wir nun unsere Befunde mit denen Hartlaub's vergleichen, so stimmen sie insofern überein, als man bei der jüngsten der von uns untersuchten *Octorchis* die Eizellen ebenso im Manubrium wie auch in dem Raum der künftigen Gonade, also in den Radialkanälen des Magenstiels, findet. Später bildet sich aber bei *Octorchis* zwischen dem Manubrium und der Gonade ein Raum, welcher keine Eizellen enthält. Hartlaub findet dagegen bei *Obelia* auch auf dieser Strecke Eizellen, die vom Manubrium in das Ovar hinwandern.

Nach Goette sollen die Gonaden der *Obelia longissima* passiv durch die Wachstumsbewegung des ganzen Manubriums in die Subumbrella verlagert werden. Bei unserer Meduse könnte man ebenfalls von einer passiven Verlagerung sprechen, aber sie erfolgt in

anderer Weise, nicht dadurch, daß ein Teil des fertigen Manubriums selbst in den Stiel überginge, sondern durch die Neubildung von Zellen des Magengrundes. Mit anderen Worten: die Radialkanäle des Magenstiels sind aus dem Manubrium hervorgesproßt. Wenn wir als Vergleichsobjekt *Aequorea* betrachten, bei welcher die Radialkanäle, wie schon erwähnt, ebenfalls aus dem Manubrium hervorwachsen, so können wir uns leicht vorstellen, wie die Bildung der Gonade bei dieser und ebenso bei unserer Meduse vor sich geht. Zuerst wächst der Radialkanal bis zum Schirmrand heran, und dann erst zeigen sich die Eizellen in dem Ectoderm des Kanals. Es ist ohne weiteres klar, daß die Keimzellen nicht nach der Bildung des Radialkanales aus dem Magen in denselben geliefert werden, sondern daß die Urkeimzellen schon während des Wachstums des Kanals sich in seinem Ectoderm verteilen müssen. Und es ist ja wohl auch denkbar, daß in dem Magen, aus welchem dieses indifferente Material hervorgegangen ist, einige Urkeimzellen unter Umständen frühzeitig zur Differenzierung gelangt sind. So, glaube ich, ist es zu erklären, warum man die Eizellen manchmal im Manubrium unserer Meduse findet. Das Schicksal solcher Eizellen ist, meiner Meinung nach, daß sie früher oder später zugrunde gehen. Es kann selbstverständlich eine Keimzelle sich gerade dort entwickeln, wo ein Wachstum des Kanals erfolgt und so passiv in den Magenstiel verschleppt werden, wie wir es bei einer Meduse gesehen haben (Fig. 41). Sonst bleiben die Eizellen im Manubrium und wandern keineswegs in die Gonade hinein. Was die älteren, schon im Entoderm befindlichen Eizellen betrifft, so kann von einer Wanderung dieser Zellen, wie wir gesehen haben, überhaupt keine Rede sein. Es könnte höchstens noch die Vermutung ausgesprochen werden, daß vielleicht später, wenn die Gonade schon gebildet wurde, das Manubrium noch Urkeimzellen enthält, welche in das Ovar hineinwandern. Es liegen aber keine Beobachtungen zugunsten dieser Annahme vor, und außerdem spricht der Umstand, daß die Gonaden stets ihre typisch-spindelförmige Gestalt behalten — was eine Zufuhr von neuem Material von einer Seite ausschließt —, dagegen. Soeben Gesagtes gilt auch für die obere Gonade, und wenn wir uns fragen, wie diese Gonade gebildet wird, ob die Eizellen sich in ihr selbst differenzieren oder ob sie vom Manubrium aus hineinwandern, so gibt es darauf nur die eine Antwort: die Geschlechtszellen liegen von allem Anfang hier und differenzieren sich weiter in der Gonade

selbst. Auch hier behält, wie wir gesehen haben, die Gonade ihre typische Form, was unmöglich wäre, wenn die Gonade aus hineingewanderten Zellen gebildet worden wäre. In diesem Falle müßten die ältesten Eizellen nach dem Schirmrand zu, die jüngsten aber an der gegenüberliegenden Seite liegen. Doch gerade bei oberen Gonaden konnten wir an den jüngsten Formen beobachten, wie die Entwicklung der Gonade in ihrer Mitte beginnt. Wenn wir noch daran erinnern, daß nach Claus die obere Gonade noch keine Spur von Eizellen aufweist, während die untere schon reife Eizellen enthält, so wird es uns klar, daß bei solchem Zustand keine Wanderung der Keimzellen aus dem Manubrium stattgehabt haben konnte.

Und schließlich, glaube ich, wenn wir für die untere Gonade festgestellt haben, daß die Gonade nicht aus wandernden Keimzellen, sondern aus den in der Gonade selbst entstandenen gebildet wurde, so dürfte a fortiori es wohl auch berechtigt sein, für die obere Gonade das Gleiche anzunehmen.

Wenn man aber unbedingt diese Gonade als aus dem Manubrium entstanden erklärt haben möchte, so dürfen wir uns nur daran erinnern, daß das Manubrium im Jugendstadium sich dicht an die Subumbrella anlehnt, so daß es nicht ausgeschlossen erscheint, daß ein Teil der Subumbrella aus dem Manubrium hervorgesprossen ist.

Auf jeden Fall ergibt sich der wichtige Tatbestand, daß die Urkeimzellen schon im Embryonalstadium oder bei der Knospenbildung auf ihrem künftigen Platze angelegt sein müssen.

So läßt sich auch dann die Bildung der Gonaden bei den *Octorchis* nahe verwandten Formen ganz gut erklären, wie z. B. bei *Eutima limpida* A. Ag., bei welcher die Gonaden im ganzen Verlauf der Radialkanäle entwickelt sind. Dort hat sich die Keimzone, welche bei der Knospenbildung in eine bestimmte Stelle verlegt wurde, parallel mit dem Wachstum des Radialkanals auf ihre ganze Länge ausgedehnt. Bei unserer Meduse sind Zwischenräume entstanden, welche keine Keimzelle enthalten. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß auch bei unserer Meduse vielleicht manchmal auf der ganzen Länge des Radialkanals Keimzellen produziert werden. Die 7 Eizellen, welche wir bei einer Meduse in dem Raum zwischen den beiden Gonaden gefunden haben, sind keineswegs wandernde Eizellen, sondern Zellen, welche an Ort und Stelle entstanden sind. Dies ist entweder ein Rest der früheren Keimzone oder vielleicht auch ein Beweis dafür, daß auch hier noch die Eizellen entstehen

können. Und wenn wir daran erinnern, wie die Entstehung und die Entwicklung der Geschlechtszellen zeitlich verschieden sein kann, so wird diese soeben ausgesprochene Vermutung an Wahrscheinlichkeit noch gewinnen.

Dieser Umstand, daß in der Regel die untere Gonade sich früher entwickelt als die obere, erklärt sich meiner Meinung nach dadurch, daß sie näher dem Magen liegt, also mehr Ernährungsflüssigkeit erhält. Es kommt manchmal vor, daß der Magenstiel in seiner Entwicklung zurückgeblieben ist; dann entwickeln sich die Keimzellen in großer Zahl im Manubrium selbst.

Die Lösung der zuletzt aufgestellten Fragen wird also lauten:

Die untere Gonade oder, richtiger gesagt, das indifferente Material der künftigen Gonade wird durch das Wachstum des Magenstiels auf diesem eine Strecke weit verlagert. Die obere Gonade ist entweder durch die Hervorsprossung eines Teiles der Subumbrella aus dem Manubrium hervorgegangen, oder sie wurde schon bei der Knospung an der künftigen Stelle des Radialkanals der Subumbrella angelegt.

Jede Geschlechtszelle ist an Ort und Stelle entstanden, wo man sie trifft. Die Geschlechtszellen, welche man im Magen oder irgendwo außerhalb der Gonaden findet, stehen in keinerlei Beziehung zu denselben.

Daraus folgt:

Die Keimzellen gelangen an ihre Reifungsstätte nicht durch Wanderung, sondern durch Ausdehnung der Keimzone, welche also gleichzeitig die Reifungsstätte bildet.

Oder mit anderen Worten:

Die Keimzone fällt mit der Reifungsstätte zusammen.

Zusammenstellung der Ergebnisse für *Octorchis*.

Schließlich seien hier die wichtigsten tatsächlichen Befunde für *Octorchis* zusammengestellt.

1. Die Eizellen differenzieren sich stets im Ectoderm.

2. Die Oocyten erster Ordnung treten in den Verband des Entoderms.

3. Die Eizellen setzen sich mit möglichst breiter Fläche an die Stützlamelle an und werden vermutlich durch die Klebrigkeit der

Stützlamelle an ihr befestigt. Später werden die Eizellen von der Stützlamelle umhüllt, so daß sie schließlich in ihr selbst liegen.

4. Die älteren Eier liegen topographisch im Entoderm, morphologisch aber weder im Ectoderm noch im Entoderm, sondern in der Stützlamelle.

5. Diejenigen Eizellen, welche sich von der Stützlamelle losgetrennt haben, gehen zugrunde.

6. Die Eizellen besitzen stets eine Membran. Die Ernährung erhalten sie in flüssigem Zustand: sie zeigen niemals eine amöboide Gestalt und bilden nie ein Syncytium.

7. Verschiedene Lebensbedingungen während der Entstehung und der Entwicklung der Eizellen verursachten zeitliche und morphologische Unterschiede.

8. Der Magenstiel wächst aus dem Manubrium hervor.

9. Die Keimzellen erreichen die Reifungsstätte durch die Ausdehnung der Keimzone.

10. Die Eizellen entstehen an Ort und Stelle, wo sie angetroffen werden.

11. Die im Manubrium entstehenden Eizellen gehen zugrunde.

12. Eine Wanderung der Geschlechtszellen findet in keinem Falle statt.

Da bis zur speziellen Ausarbeitung meiner Untersuchungen an anderen Leptomedusen noch einige Zeit vergehen wird, so stelle ich einstweilen hier die tatsächlichen Befunde für eine Anzahl weiterer Arten kurz zusammen.

Leptomedusen mit Magenstiel.

II. *Eutimium elephas* Haeckel.

Die Meduse stammt aus Helgoland. Sie hat einen langen Magenstiel, welcher manchmal 25 und mehr mm erreichen kann. Die Gonaden befinden sich im Verlauf der Radialkanäle des Magenstiels und reichen vom Manubrium bis zur Glocke. An der Subumbrella sind keine Gonaden vorhanden. Die jüngsten Eizellen findet man bei dieser Meduse im Ectoderm. Schon sehr früh treten sie in den Verband des Entoderms und werden schließlich von der Stützlamelle umhüllt. Die topographische Lage der Eier dieser Meduse ist also zuerst das Ectoderm, später Entoderm. Ein Exemplar schien hermaphroditisch zu sein.

III. *Saphenia sp.*

Die Meduse unterscheidet sich von *Eutimium* dadurch, daß sie zeit ihres Lebens nur 2 Tentakel besitzt, während letztere 4 solche hat. Histologische Untersuchungen dagegen haben erwiesen, daß hierin zwischen diesen beiden Medusen kein wirklicher Unterschied besteht. Sie haben genau denselben Bau der Gonaden, und außerdem — was besonders charakteristisch für die Meduse ist — zeigen sie in den Tentakeln eine ringförmige faltenbildende Muskulatur. Es ist kaum angebracht, die beiden Medusen als 2 selbständige Gattungen zu betrachten.

IV. *Helgicirrha schulzii* (Hartlaub).

Die Meduse stammt ebenfalls aus der Nordsee. Sie hat einen breiten konischen Magenstiel, welcher aber nicht mit dem von *Octorchis* zu vergleichen ist. Er ist durch die konvexe Vorwölbung der Schirmgallerte und durch Abflachung der Hohlglocke entstanden. Entsprechend der Glockenform hat die Meduse einen längeren oder kürzeren Magenstiel. Die Gonaden entwickeln sich nur im Verlauf der Radialkanäle der Subumbrella, lassen aber beide Enden derselben frei. Die Eizellen gelangen zu ihrer Differenzierung in das Ectoderm, treten bald in das Entoderm über.

V. *Eutimeta levuca* (Mayer).

Die Meduse wurde mir von Herrn Professor O. Maas aus seinem Siboga-Expeditionsmaterial gütigst zur Verfügung gestellt. Sie ist auch äußerlich *Eutimium* sehr ähnlich, besitzt auch einen langen kantigen Magenstiel. Die Gonaden liegen dagegen nicht am Magenstiel, sondern in der Subumbrella.

Die Eizellen werden im Ectoderm differenziert und treten später in das Entoderm über (im Prinzip bei allen Leptomedusen mit Magenstiel das gleiche Verhalten).

Leptomedusen ohne Magenstiel.

VI. *Eutonina socialis.*

Die Meduse habe ich, sehr gut in Formol-Chromessigsäure fixiert, aus Helgoland erhalten. Sie hat keinen Magenstiel. Die

Gonaden liegen also nur an der Subumbrella. Die jüngsten Eizellen findet man im Ectoderm. Bei ihrem weiteren Wachstum drängen sie sich an die Stützlamelle heran, drücken diese gegen das Entoderm zu und werden dann von ihr umwachsen. Wenn man einen Querschnitt durch die ältere Gonade betrachtet, so ist es schwer zu unterscheiden, ob die Eizellen im Ectoderm oder im Entoderm liegen.

VII. *Laodice fijiana.*

Die Meduse (aus Material der Siboga-Expedition) hat 4 wulstförmige Gonaden, die am Magen beginnen und nicht ganz den Schirmrand erreichen. Schöne Präparate für die Lage der Geschlechtszellen liefern die Enden der Gonaden, die nicht so gefaltet sind, wie es bei den älteren, mittleren Teilen der Fall ist. Bei Betrachtung der Querschnitte durch ältere Teile der Gonade läßt sich nicht entscheiden, zu welchem Epithel sie gerechnet werden müssen; topographisch liegen sie in der Mitte zwischen Entoderm und Ectoderm. An jüngeren Teilen der Gonade sehen wir aber, daß die Eizellen zu ihrer Differenzierung ins Entoderm gelangen, nach dem Ectoderm zurücken und von der Stützlamelle umhüllt werden. Bei *Laodice* ist die Stützlamelle sehr gut ausgebildet und zeigt, daß diese aus 2 nicht gleichwertigen Substanzen besteht.

VIII. *Mitrocoma annae* (Haeckel).

Bei dieser Meduse findet man merkwürdigerweise die jüngsten Eizellen frei im Entoderm liegen, bis sie in irgendwelcher Weise die Stützlamelle erreichen und von dieser umlagert werden. Nur bei dieser Meduse beobachtete ich, daß die Eizellen in 2 Schichten aufeinanderliegen und trotzdem von der Stützlamelle umhüllt werden. Die Eizellen liegen also topographisch bei *Mitrocoma* zuerst im Entoderm, später zwischen beiden Epithelien.

IX. *Euchilota maculata.*

Eine Eucopide ohne Magenstiel. Die Eizellen in ihren jüngsten Stadien finden wir im Entoderm. Bei weiterem Wachstum werden sie von der Stützlamelle umhüllt.

X., XI. u. XII. *Obelia, Phialidium, Phialacium sp.*

Bei diesen Medusen findet man die jüngsten wie die älteren Eizellen stets im Entoderm.

XIII. *Octocanna funeraria.*

Über die Form und Lage der Gonaden dieser interessanten Tiefseemeduse finden wir bei Maas (1911) nähere Angaben. Die Schnittserie durch die Gonade einer *Octocanna* (die mir von Herrn Prof. O. Maas zur Verfügung gestellt wurde) zeigte, daß die Eier in der Stützlamelle eingebettet liegen und zwar in mehreren Reihen angeordnet.

Im Entoderm findet man eine große Zahl von Nesselzellen. Diese wandern durch die Stützlamelle zwischen die Eizellen in das Ectoderm hinein. Ebenso passieren vermutlich auch die für die mehr der Peripherie zu liegenden Eier und für das Ectoderm bestimmten Nährsäfte die Stützlamelle.

Wir sehen also, daß die Eizellen sowohl im Ectoderm als auch im Entoderm zu ihrer Differenzierung gelangen können. Die definitive Lage der Eizellen bei allen von mir untersuchten Medusen ist die zwischen beiden Epithelien in der Stützlamelle.

Die männlichen Geschlechtszellen dagegen liegen bei allen Medusen stets im Ectoderm, und dabei werden sie ebenfalls in der Stützlamelle eingebettet.

Aus meinen Untersuchungen geht hervor, daß der Stützlamelle eine viel größere Bedeutung zukommt, als bisher angenommen wurde, worüber ich in meiner ausführlichen Bearbeitung berichten werde.

Von Interesse ist schließlich der Umstand, daß ich bei allen von mir untersuchten Medusen niemals eine Ernährung durch Pseudo- oder Nährzellen beobachten konnte.

Literaturverzeichnis.

1. Browne, Ed., On British Hydroids and Medusae, in: Proc. zool. Soc. London, 1896.
2. —, A report on the Medusae found in the Firth of Clyde, in: Proc. Roy. Soc. Edinburgh, 1904—1905.
3. Claus, C., Beiträge zur Kenntnis der Geryonopsiden- und Eucopiden-Entwicklung, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 4, 1881.
4. Goette, A., Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydroidpolypen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 87, 1907.
5. Graeffe, E., Uebersicht der Seethierfauna des Golfes von Triest, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 5, 1885.
6. Haeckel, E., Beschreibungen neuer Craspedoten Medusen aus dem Golfe von Nizza, in: Jena. Ztschr. Med. Naturw., Vol. 1, 1864.
7. —, System der Medusen, 1879.
8. Hartlaub, Cl., Beobachtungen über die Entstehung der Sexualzellen bei Obelia, in: Z. wiss. Zool., Vol. 41, 1885.
9. —, Craspedote Medusen. 1. Teil: Nordisches Planton, Lief. 6, 1907.
10. —, Die Coelenteraten Helgoland's, in: Wiss. Meeresunters. (N. F.), Vol. 1 u. 2, 1896 u. 1897.
11. —, Ueber einige von Ch. Gravier in Djibuti gesammelte Medusen, in: Zool. Jahrb., Vol. 27, Syst.
12. Hertwig, O. und R., Der Organismus der Medusen, 1878.
13. Maas, O., Die Craspedoten Medusen, in: Res. Siboga-Exped., 1905.
14. —. Die Scyphomedusen, in: Ergebn. Fortschr. Zool., Vol. 1, 1907.
15. —, Contributions au système des Meduses etc., in: Bull. Inst. océanogr. Monaco, 1911.
16. Mayer, A. G., Medusae of the World, in: Publ. Carnegie Inst., 1910.

17. Metschnikoff, E., Embryologische Studien an Medusen, 1886
18. Schaxel, J., Die Eibildung der Meduse Pelagia noctiluca, in: Festschr. R. Hertwig, Vol. 1, 1910.
19. Trinci, G., Studii sull' oocite dei Coelenterati durante il periodo di crescita, in: Arch. Ital. Anat. Embr., Vol. 5, 1907.
20. Weismann, A., Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen, 1883.

Lebenslauf.

Ich, Isaak Apstein, bin am 16. Juni 1887, als Sohn des Kaufmanns T. Apstein in Kiew geboren. Absolvierte das 8klassige Gymnasium zu Kiew im Juni 1907. Studierte seit Sommer-Semester 1908 bis Winter-Semester 1909/1910 an der Universität Zürich. Meine Lehrer waren: A. Lang, A. Werner, A. Heim, H. Schinz, A. Ernst, K. Hescheler, A. Kleiner, U. Grubermann, Abeljanz. Seit Sommer-Semester 1910 studierte ich an der Ludwig-Maximilians-Universität zu München bei folgenden Dozenten: R. v. Hertwig, K. v. Goebel, A. Rotpletz, O. Maas, R. Goldschmidt, F. Doflein, P. Buchner, J. Ruckert, E. Stromer v. Reichenbach, F. Broili. Ihnen allen gebührt mein Dank.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.